DIE NAHORIENTIERUNG DER MEHLSCHWALBE

(DELICHON URBICA L.)

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors der Naturwissenschaften
der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von
RUDOLF BÖHRINGER
aus Sulz am Neckar

1960

6521

Tag der mündlichen Prüfung: 5. Juni 1959

Dekan: Prof. Dr. H. Krüger

1. Berichterstatter: Prof. Dr. F. P. Möhres

2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. Peters

Zeitschrift für vergleichende Physiologie 42, 566—594 (1960)

Aus dem Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen

DIE NAHORIENTIERUNG DER MEHLSCHWALBE (*DELICHON URBICA* L.)

Von

RUDOLF BÖHRINGER

Mit 8 Textabbildungen

(Eingegangen am 24. September 1959)

R. UNIV BIBLIOTHEEK LEIDEN

Inhaltsverzeichnis

Seite

I. Fragestellung 566
II. Methode 567
III. Die einzelnen Orientierungsfaktoren und ihr Zusammenwirken 569
1. Orientierung nach Nestmerkmalen 569
2. Orientierung nach der weiteren Nestumgebung 574
3. Orientierung nach bestimmter Anzahl in der Nestreihe 578
4. Orientierung nach Artgenossen 584
5. Versuche mit gedrehten Nestern 587
IV. Unterschiedliche Orientierungsweisen einzelner Mehlschwalben 588
V. Diskussion 589
Zusammenfassung 593
Literatur 594

I. Fragestellung

Mehlschwalben brüten vorzugsweise in Kolonien an Felsen oder an menschlichen Bauwerken. Wenige bis hunderte von Nestern werden unmittelbar oder in geringem Abstand nebeneinander gebaut und sind einander oft sehr ähnlich. Auch die Fläche, an der sie angebracht sind, ist häufig kaum gegliedert. Trotzdem fliegt eine Mehlschwalbe unter einer großen Zahl von Nestern das eigene stets mit großer Sicherheit an. Diese Leistung der *Nahorientierung* soll in der vorliegenden Arbeit analysiert werden[1].

Mit ähnlichen Fragestellungen befaßten sich schon Watson (1908) und Watson und Lashley (1915) an Seeschwalben *(Anous stolidus* und *Sterna fuscata)*, ferner Goethe (1937) und Laven (1949 und unveröffentlicht) bei der Silbermöwe *(Larus argentatus)* bzw. dem Sandregenpfeifer *(Charadrius hiaticula)*. Von diesen und anderen einzelnen Untersuchungen abgesehen stand aber seither die Fernorientierung der Vögel ganz im Vordergrund des Interesses; vor allem die Vogelberingungsstationen lieferten eine Fülle von Tatsachen zu diesem Thema, ohne daß das Problem

[1] Die Untersuchung wurde mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt. Sie ist ein Teil einer noch weiter laufenden Studie über das Verhalten und die Brutbiologie der Mehlschwalbe. Herrn Prof. Dr. F. P. Möhres danke ich für die Stellung des hier behandelten Themas und seine große Anteilnahme an der Arbeit, Herrn Dr. H. Löhrl, Vogelschutzwarte Ludwigsburg, und der Firma Schwegler, Haubersbronn, für wertvolle Unterstützung.

bisher gelöst worden wäre. Daher wurde von verschiedenen Seiten gefordert, zunächst einmal zu analysieren, wie sich ein Tier im Nahbereich zurechtfindet (z. B. Möhres und zu Oettingen-Spielberg 1949; Laven 1949; Meise 1933).

Auch die große Zahl der *Labyrinthversuche* (Bierens de Haan 1937; Sadovinkova 1923) und bestimmte Versuche nach der von Yerkes (1914) eingeführten *Vielfachwahlmethode* stellen Beiträge zum Problem der Nahorientierung dar. Jedoch haben sie fast durchweg den Nachteil, daß sie unter zu künstlichen Bedingungen durchgeführt wurden. Bierens de Haan (1940) schreibt selbst: „Dressur durch den Versuchsleiter schafft nur „heterogene", d. h. biologisch sinnlose, Selbstdressur dagegen „autogene", d. h. biologisch sinnvolle Erfahrung." In vorbildlicher Weise wurde die Forderung nach möglichst natürlichen Versuchsbedingungen bei Arbeiten über die Nahorientierung von Insekten erfüllt (z. B. Tinbergen

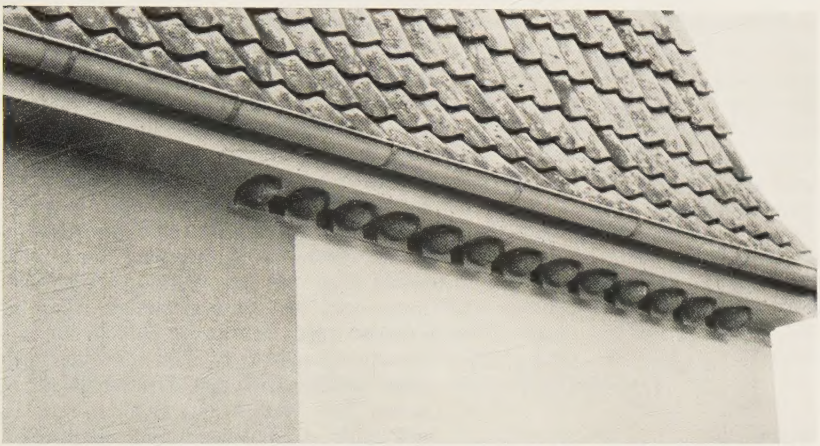


Abb. 1. Kolonie mit künstlichen Mehlschwalbennestern (Kolonie I). Länge der Nestreihe: 4,50 m. Höhe über dem Erdboden: 4 m

1932, 1935). Für größere Tiere ist diese Forderung allerdings schwerer zu erfüllen. Dennoch strebten v. Haartman (1944) bei seiner Untersuchung über die Orientierung des Trauerfliegenschnäppers *(Ficedula hypoleuca)* und Möhres und zu Oettingen-Spielberg (1949) bei Fledermäusen möglichst natürliche Verhältnisse und Versuchsanordnungen an. Diese Gesichtspunkte standen auch bei der vorliegenden Untersuchung im Vordergrund. Sie wurde an freilebenden Mehlschwalben durchgeführt.

Die Mehlschwalbe ist für eine derartige Analyse ein günstiges Versuchstier, da sich bei ihrem direkten Anflug ans Nest die Verhältnisse vollständiger und leichter überblicken lassen als etwa bei einer Meise, die im Astwerk eines Baumes ihre Bruthöhle aufsucht.

II. Methode

Eine normale Mehlschwalbenkolonie bietet für Orientierungsversuche nur wenige Möglichkeiten, da die Nester fest an der Gebäudewand angebaut sind und daher nicht versetzt werden können. Deshalb wurde eine Kolonie mit künstlichen, aus Holzbeton gefertigten Nestern der Firma Schwegler/Haubersbronn i. Württ. unter der Dachtraufe einer wenig benutzten Scheune angelegt (Abb. 1). Die Nester

wurden dabei so angebracht, daß sie vom Innern der Scheune aus bei einiger Vorsicht ohne Störung der Schwalben eingesehen werden konnten (Abb. 2). Gewöhnlich war die Beobachtungsöffnung gegen das dunkle Scheuneninnere mit einer Glasplatte abgedeckt, die bei Beringung und Kennzeichnung der Vögel abgenommen wurde.

Derartige Beobachtungsnester wurden im Frühjahr von den Mehlschwalben gut angenommen. Im ersten Jahr der Untersuchung (1955) ließen sich die Nester an dieser Versuchskolonie (I) nur von außen her, unter Zuhilfenahme einer Leiter, versetzen — ebenso bei einer zweiten Kolonie (II) 1956. Dabei war die Störung der anfliegenden Altvögel manchmal so groß, daß alle Koloniebewohner unter aufgeregten Warnrufen vor den Nestern rüttelten und für einige Zeit die Kontrolle des Anflugs der Versuchsvögel unmöglich wurde. Aus diesem Grunde baute ich Kolonie I für die nächste Brutperiode so um, daß sich die Nester vom Inneren der Scheune aus ohne Störung der anfliegenden Tiere rasch verschieben und auswechseln ließen.

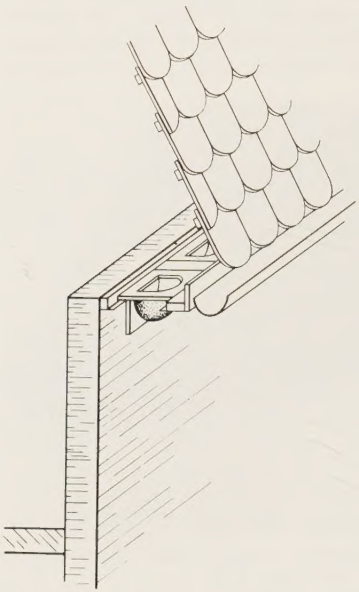


Abb. 2. Schnitt durch Kolonie I zeigt die Anordnung der Versuchsnester

Art und Rangordnung der verschiedenen Orientierungsfaktoren wurden in erster Linie mit der Vielfachwahlmethode untersucht. Da mit freilebenden Tieren gearbeitet wurde, mußte die übliche Methode etwas abgeändert werden. Die Versuchsvögel wählten sich bei der Nestbesetzung selbst ihre Nester aus und lernten, sie mit Hilfe einer Selbstdressur anzufliegen. In den späteren Phasen des Brutverlaufs konnten die Vögel durch allmähliches, vorsichtiges Versetzen der Nester auch auf andere Nestanordnung umdressiert werden („Dressursituation"). Dann wurden durch Verschieben und Vertauschen einzelner Nester oder Nestergruppen einerseits — und durch Verändern von Gebäudemarken andererseits, z. B. Verschieben eines senkrechten, die Kontur des Scheunentores verändernden Vorhanges — („Versuchssituation") und nachfolgende Kontrolle der Anflüge an die Kolonie die einzelnen Orientierungsfaktoren analysiert. Besonders genau wurde dabei auf die ersten Anflüge nach Herstellung der Versuchsanordnung geachtet. Oftmals kam es nämlich nach den ersten zielstrebigen Anflügen durch die veränderte Situation zu einem mehr oder weniger wahllosen Herumsuchen an der Kolonie. Die Tiere wurden nach einigen Mißerfolgen des Suchens leicht müde. Deshalb mußten manche Versuche schon nach wenigen Anflügen abgebrochen werden. Andere Ursachen für eine kurze Versuchsdauer waren plötzlich einsetzender Regen, Abwehrverhalten gegen Katzen und Hunde vor der Kolonie und andere Einflüsse, die sich bei Freilandversuchen nicht vermeiden lassen.

Als sich herausstellte, daß ältere, im Nest sitzende Junge den Anflug an die Kolonie beeinflussen können, änderte ich die Versuchsmethode etwas ab: Bei der Herstellung der Versuchsanordnung wurden die Jungen ganz aus der Kolonie herausgenommen, so daß der erste Anflug durch sie nicht beeinflußt werden konnte.

Entfernte sich die Mehlschwalbe nach dieser ersten Wahl gerade von der Kolonie, wurde rasch die altgewohnte „Dressursituation" wieder hergestellt und auch die Jungen wieder ins Nest gebracht. Bei dem sofort darauffolgenden zweiten Anflug fand die Schwalbe also wieder die Ausgangssituation vor und konnte die Jungen in gewohnter Weise füttern. Nachdem der Vogel erneut zur Futtersuche abgeflogen war, wurde nochmals die „Versuchssituation" vorbereitet, die nach dem neuerlichen Anflug wiederum von der „Dressursituation" abgelöst wurde usw., so daß kein allmähliches Erlernen der neuen Anordnung mit Hilfe der Jungen möglich war. So konnten die Schwalben wiederholt auf ihre gewöhnlich angewandte Orientierungsweise geprüft werden.

Sämtliche Vögel der Kolonie wurden individuell gekennzeichnet durch eine Farbmarkierung am weißen Bürzel, teilweise auch an der weißen Kehle. Die Markierung konnte an einer fliegenden Mehlschwalbe mit einem Fernglas Hensoldt Dialyt 8 × 56 auf eine Entfernung von etwa 50 m erkannt werden. Selbst ohne Fernglas waren die Vögel gut zu identifizieren, wenn sie z. B. außen am Nest saßen[1].

Die Dressur- und Versuchsanordnungen sind im Text folgendermaßen dargestellt: Jeder Nestplatz ist mit einer Nummer gekennzeichnet. Die Ziffernanordnung entspricht dem Bild, das sich der anfliegenden Schwalbe bietet. Wird ein Nest verschoben, so kommt hinter die Nummer des neuen Platzes in Klammern die Nummer des Platzes zu stehen, an dem das Nest vor der Veränderung hing. Außerdem werden in bestimmten Fällen hinter die Platznummer Abkürzungen für besondere Merkmale eines Nestes gesetzt (M = künstliche Nestmarke, V = „Vorbau" am Nesteingang, K = Kotspritzer, X = Ersatznest, das gewöhnlich nicht in der Nestreihe hängt). Ein Strich (—) bedeutet, daß an dieser Stelle das Nest aus der Reihe entfernt und die leere Stelle unauffällig abgedeckt worden ist. Das Nest, in dem sich die Jungen des untersuchten Paares befinden, ist unterstrichen. Die Lage senkrecht verlaufender, auffälliger Gebäudemarken, z. B. Vorhang, ist durch /////// dargestellt, das Gebäudeende durch senkrechten Strich (|).

III. Die einzelnen Orientierungsfaktoren und ihr Zusammenwirken

1. Orientierung nach Nestmerkmalen

a) Nestform. Die einzelnen Nester einer normalen Mehlschwalbenkolonie unterscheiden sich manchmal deutlich in ihrer Form. Um zu untersuchen, ob die Form des eigenen Nestes für das Wiederfinden von Bedeutung ist, wurde ein besetztes Nest in einer Reihe von 5 gleichartigen Holzbetonnestern gegen ein etwas schmäleres und höheres Nest (Abb. 3) ausgetauscht. Der Elternvogel rüttelte nach dem Umtausch zunächst mißtrauisch vor dem neuartigen Nest, ebenso vor den übrigen Nestern der Kolonie, flog dann aber bald das neue Nest regelmäßig an, um dort seine Jungen zu füttern.

Vier Tage nach dem Einsetzen des Nestes wurden 2 Austauschversuche durchgeführt, die deutlich zeigten, daß der Nestbesitzer gelernt hatte, diese besondere Nestform als Orientierungsmerkmal für den Anflug zu verwenden. Da bei diesen Versuchen auch ein anderes Orientierungsprinzip mitwirkte, werden sie erst später dargestellt (S. 581).

[1] Die Protokolle der Versuche sind im Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen hinterlegt.

b) Gestalt des Fluglochs. Normalerweise waren die Nester der Versuchskolonien von gleicher Größe und Form, doch wiesen die meisten noch andere Merkmale auf, die als Marken für die Orientierung zum eigenen Nest in Frage kamen. Einige Paare gestalteten nach der Nestbesetzung das Flugloch etwas um, indem sie mit Mörtel eine Streifen anbauten. Dadurch wurde die Öffnung etwas enger und tiefer, eine Baueigentümlichkeit, die auch viele Naturnester aufweisen. Diese geringfügige Differenzierung erwies sich in vielen Versuchen als eine wichtige

Abb. 3. Eines der fünf gleichartigen Holzbetonnester an Kolonie II wurde gegen ein schmaleres ausgetauscht

Marke für den Anflug an das eigene Nest, so bei Paar R (♂) und B (♀), das in Nest 4 der Kolonie I (1956) brütete. Sieben Tage vor den Austauschversuchen brachten die beiden in gemeinsamer Arbeit einen solchen „Vorbau" am Einflugloch an (Abb. 4).

Der Verschiebung dieses Vorbaunestes (V) um ein Element folgten die beiden Nestbesitzer ohne weiteres, z. B. in folgendem Versuch:

Ausgangssituation:	6	5	4 V	3	2	1
Austausch von 3 und 4:	6	5	4 (3)	3 (4 V)	2	1

R und B flogen zusammen 15mal das eigene Nest 4 V an Platz 3 an. Nur einmal rüttelte B kurz vor 4 (3). (Außerdem erfolgten 2 Anflüge an Nest 1, die als Dressurrest aus vorhergehenden Versuchen zu deuten sind.)

Daß bei diesen Versuchen der „Vorbau" das für die Orientierung maßgebende Merkmal war und nicht etwa die sonstige Beschaffenheit des Nestes, zeigten anschließend Versuche mit einem Nest, bei dem der Vorbau von 4 möglichst getreu nachgebildet wurde. Mit diesem Nest

konnten dieselben Versetzungsversuche durchgeführt werden wie mit dem Originalnest. In Wahlversuchen zwischen beiden Nestern bevorzugten die Vögel jedoch das Original.

Als ich den Vorbau schließlich entfernte, war das Männchen R ziemlich desorientiert. Erst nach acht unsicheren Anflügen vor Nest 4 und vor die Nachbarnester schlüpfte es in das Nest ein.

c) Fluglochrichtung. Außer in ihrer Form und in der Art ihres Flugloches unterscheiden sich die Nester einer normalen Mehlschwalbenkolonie noch darin, daß die Fluglöcher an verschiedenen Stellen angebracht sind. Um dieses Merkmal auf seinen Orientierungswert zu prüfen, wurden an der Kolonie I (1956) folgende Versuche angestellt:

Abb. 4. Der von den Nestbesitzern an Nest 4 der Kolonie I angebrachte „Vorbau" an der Nestöffnung

Das Paar BY (♂) und OG (♀) hatte das an Platz 14 eingehängte Nest besetzt. Bei diesem Nest lag ebenso wie bei den Nestern 13 und 11 das Flugloch nicht wie bei den übrigen Nestern der Kolonie genau vorn, sondern war im Winkel von etwa 45° nach links verschoben. Ausgangssituation also:

14 13 12 11 10 . . .

Nest 14 wurde nun gegen Nest X mit vorn gelegenem Flugloch ausgetauscht. BY setzte sich bei den folgenden Anflügen nur zweimal an Nest 14 (X), dagegen über 10mal an Nest 13 und schlüpfte zweimal dort hinein. OG rüttelte sogar nur einmal zusammen mit BY vor 14X und suchte dreimal Nest 13 auf, wobei es zweimal einschlüpfte. Obwohl Nest 13 dem entfernten eigenen Nest 14 wenig ähnlich sah, wurde es von dem Paar gegenüber dem am ursprünglichen Platz hängenden Nest 14X (Flugloch vorn) wegen des schräg gestellten Fluglochs bevorzugt.

Als in einem weiteren Versuch auch Nest 13 entfernt und durch Nest X mit nach vorn gelegenem Flugloch ersetzt wurde, flogen BY und OG zwar vorwiegend Nest 14X an, jedoch hatte auch Nest 11 einige Anflüge. BY schlüpfte dabei fast jedesmal in Nest 11 ein, ein Zeichen dafür, daß ihm dieses Nest trotz seiner abweichenden Lage auf Grund des schräg angebrachten Fluglochs vertraut erschien.

Für die große Bedeutung der Fluglochrichtung sprechen außerdem die auf S. 587ff. dargestellten Versuche, bei denen einzelne Nester um verschiedene Winkel gedreht wurden.

d) Kotspuren am Nest. Im Alter von etwa 8 Tagen fangen die Nestlinge an, ihren Kot selbständig aus dem Flugloch abzugeben. Besonders zu Anfang dieser Periode schieben sich die Jungen dabei nicht genügend weit hinaus, der austretende Kotballen bleibt deshalb mit seiner klebrigen Membran am Fluglochrand hängen und hinterläßt beim Herabgleiten an der Außenwand des Nestes auffallende weiße Spuren. Dadurch wird jedes von Jungen besetzte Nest auffällig, oft unverwechselbar gekennzeichnet (Abb. 5). In der gleichen Weise wie ein Vorbau am Flugloch können auch diese Kotspuren zu einer wichtigen Orientierungsmarke für die anfliegenden Altvögel werden:

Abb. 5. Durch auffallende weiße Kotspuren markiertes Nest

So folgte z. B. das Paar BY und OG — inzwischen in einem Nest mit vorne liegendem Flugloch — ohne weiteres der Versetzung seines kotbespritzten Nestes von Platz 13 um 2 Elemente nach Platz 11. Auch in Wahlversuchen anderer Art (S. 582) zeigte sich, wie unerwartet stark diese Marke am Nesteingang beachtet wird.

e) Künstliche Nestmarken. Die bisher aufgeführten Nestmerkmale besitzt jedes natürliche Mehlschwalbennest. Eine Versuchsreihe sollte die Frage klären, ob lediglich diese „natürlichen" Marken für die Nahorientierung verwendet werden, oder ob für das Wiederfinden eines Nestes auch andere, von Menschenhand angebrachte Marken herangezogen werden. Als künstliche Nestmarken dienten weiße Pappstreifen, die entweder hinten am Nest oder als Umrandung des Flugloches angebracht wurden (Abb. 6).

Am deutlichsten zeigte sich die Wirkung einer künstlichen Nestmarke in einem Versuch an Kolonie II: An Nest 4 wurde ein schmaler weißer Kartonstreifen (M) in der oben geschilderten Weise befestigt:

1 2 3 4M 5

BB ließ sich dadurch nicht stören und fütterte in diesem Nest weiterhin die 18tägigen Jungen. Sieben Tage später versetzte ich die Marke nach Nest 3 und tauschte das Nest 4 samt den Jungen gegen ein anderes, leeres Nest X aus:

1 2 3M 4X 5

BB flog daraufhin direkt Nest 3 (mit Marke) an, rüttelte vor dem alten Platz 4, dann nochmals vor 3. Daraufhin brachte ich die Jungen in einem fremden Nest wieder an Platz 4; trotzdem flog BB noch dreimal nacheinander das Nest 3 mit der Marke an und von dort rüttelnd weiter nach Nest 4, um die sperrenden Jungen zu füttern. Obgleich die kleine Zahl der Elemente dem Altvogel eine Orientierung auch nach anderen Prinzipien ermöglicht hätte (s. S. 580), folgte er prompt der Versetzung der Nestmarke um *ein* Element. Eine Versetzung um *zwei* Elemente, also von 4 nach 2, machte der Vogel jedoch nicht mehr mit. BB flog weiterhin Nest 4 an.

Bei Wahlversuchen mit dem Nestmerkmal „Kotspritzer" erwies sich die künstliche Nestmarke als das schwächer wirksame Orientierungs-

Abb. 6. Weißer Karton als künstliche Nestmarke am Hinterbrett eines Nestes

merkmal: BB ließ die Marke am Nachbarnest 3 unbeachtet, wenn ihm gleichzeitig das eigene, mit Kotspritzern gekennzeichnete Nest an Platz 4 geboten wurde. Nur beim ersten Anflug wurde BB durch die Marke etwas gegen Nest 3 „herübergezogen", was in einem Rütteln zwischen den Nestern 3 und 4 zum Ausdruck kam.

f) Sonstige Nestmerkmale. Bei der Herstellung der Versuchsnester wurde große Sorgfalt darauf verwendet, daß ein Nest dem anderen möglichst ähnlich wurde. Da alle Nester mit Hilfe der gleichen Schablone geformt wurden, waren gleiche Größe und Form garantiert, und auch Struktur und Tönung der Außenwand des Nestes schienen für das menschliche Auge ganz gleich zu sein. Einzelne Versuche jedoch, wie z. B. folgende an Kolonie I, ließen vermuten, daß die Mehlschwalben fähig sind, wenigstens das eine oder andere Nest von den übrigen zu unterscheiden.

Bei der Dressursituation

. . 6 5 4 3 2 1 |

wurde Nest 5 entfernt, Nest 4 (das keine auffälligen Merkmale besaß) an Platz 5 gerückt und ein gleich aussehendes Nest X an Platz 4 wieder eingesetzt:

. . 6 5 (4) 4X 3 2 1 |

Während des Versuches entfernte ich die Jungen, um eine Beeinflussung durch sie zu vermeiden. Das anfliegende R orientierte sich nun nicht nach den für diese Anordnung üblichen Gesichtspunkten, sondern flog siebenmal das eigene Nest an Platz 5 an, gegenüber nur einem Anflug am ursprünglichen Platz 4. Erst eine eingehende Untersuchung ergab, daß die Außenwand dieses Nestes, durch die krümelige Struktur des Holzbetons bedingt, im Vergleich zu anderen Nestern geringfügig abwich. Da das Nest in der sonstigen Beschaffenheit den anderen Nestern gleich war, mußte R sein eigenes Nest an dieser unauffälligen Abweichung erkannt haben. Wechselte ich jedoch darauf das Nest 4X gegen ein Nest aus, das dem eigenen, an Platz 5 hängenden, ähnlicher war, konnte R die beiden Nester nicht mehr unterscheiden und flog nur noch den alten Platz 4 an (mit einer Ausnahme bei 12 Anflügen).

Für viele Versuche hätte sich dieser ziemlich unkontrollierbare Orientierungsfaktor störend auswirken können. Um dies zu verhindern, tauschte ich in der Regel kurz vor den Versuchen das bis dahin bewohnte Nest gegen ein anderes aus, so daß eine mögliche Dressur auf die Struktur der Außenwand und vielleicht noch auf andere, mir unbekannte Nestmerkmale, ausgeschaltet wurde.

2. Orientierung nach der weiteren Nestumgebung

Die Untersuchung der verschiedenartigen Nestmerkmale auf ihre Bedeutung für die Orientierung zum Nest wurde dadurch begünstigt, daß der Raum vor Kolonie I und — mit geringen Einschränkungen — auch vor Kolonie II ganz frei war. Andere Gebäude oder andersartige größere Objekte fielen daher als mögliche Zwischenziele beim Anflug aus[1]. Mit der Zeit stellte sich allerdings heraus, daß nicht nur die Nester mit ihren verschiedenen Merkmalen, sondern auch das freistehende Koloniegebäude selbst und seine Gliederung den Anflug beeinflussen.

a) Gliederung der Gebäudefront. Im ersten Jahr der Untersuchung waren die Nester in Gruppen zu je zwei unter der Dachtraufe angebracht. Die letzte Zweiergruppe am linken Ende (Nest 11 und 12) bewohnten die Paare GOG/BG und RT/RK. In entsprechendem Abstand links davon fügte ich eine weitere Zweier-

[1] Bei anderen Kolonien innerhalb des Dorfes erfolgte dagegen in vielen Fällen ein Anfliegen der Nester in „eingefahrenen" Flugbahnen, z. B. wenn die Anflüge an eine Kolonie regelmäßig zwischen zwei eng beieinanderstehenden Häusern der gegenüberliegenden Straßenseite hindurchführten.

gruppe (13 und 14) mit gleichartigen Nestern hinzu. Die Hälfte der Jungen aus 11 setzte ich in Nest 13, die Hälfte der Jungen aus Nest 12 in Nest 14. Die Eltern flogen nur die Nester an den alten Plätzen an, die Nester 13 und 14 wurden überhaupt nicht beachtet. Auch als ich Nest 12 um etwa 50 cm nach links an Platz 13 hinüberschob, wählten RT und RK achtmal zunächst den leeren alten Platz 12 und rüttelten dort, und anschließend erst flogen sie jeweils hinüber an den neuen Standort. Bei den nächsten 5 Anflügen flogen die Alten deutlich in Richtung auf Platz 12 an, um erst etwa 1 m davor plötzlich nach links an das versetzte Nest abzuschwenken. Ein solches plötzliches „Umspringen" in der Anwendung eines Orientierungsmerkmales (hier: Ort) zu der eines anderen (hier: Aussehen des Nestes) dicht vor den Nestern — gewissermaßen das Ergebnis einer „Nächstorientierung" — trat auch bei manchen späteren Versuchen auf. Nach diesem Übergangsverhalten wurde Nest 12 am neuen Platz fast immer direkt gewählt.

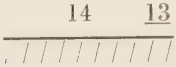
Zur weiteren Analyse dieser Dressur auf einen bestimmten Ort wurden die Nester 11 und 12 entfernt, die durch entstandene Lücke im Deckbrett unauffällig geschlossen und die Jungen in die Nester 9 und 10 gebracht. Die Bindung an die alten Plätze 11 und 12 war so stark, daß die Schwalben 16mal dort rüttelten, ohne daß überhaupt ein Nest an dieser Stelle war, gegenüber 34 Anflügen an die Nester 9 und 10. RT flog sogar siebenmal den Platz 12 an, das entsprechende Nest 10, aus dem die eigenen Jungen zum Flugloch herausschauten, dagegen nur fünfmal. Als ich schließlich die Nester 11 und 12 wieder einsetzte, wurden sie sofort von den Alten beflogen, obwohl die Jungen noch in 9 bzw. 10 waren. Ich vermutete, daß die rechte Begrenzung des Scheunentors, das sich in seiner bräunlichen Farbe auffallend gegen die weißgestrichene Wand abhob, ein Orientierungsmerkmal für die Besitzer der Nester 11 und vor allem von 12 darstellen könnte. Das Tor reichte bis unter die Dachkante herauf, und das Nest 12 lag nur etwa 10 cm rechts von seiner rechten Begrenzung.

Um diese Vermutung nachzuprüfen, wurden genau wie im ersten Versuch dieser Reihe die beiden Nester 13 und 14 angebracht, an die Fläche des Scheunentors unterhalb der Nester 13 und 14 aber 2 Bahnen einer weißen Papiertapete geheftet, was eine Versetzung des rechten Scheunentorrandes um 2 Elemente nach links vortäuschte. Tatsächlich kam ein anderes Versuchsergebnis zustande: ohne Tapete wurden die Nester 13 und 14 überhaupt nicht beachtet, jetzt galten 7 von 23 Anflügen des Paares RT und RK den Nestern 13 und 14, obwohl die Jungen in den alten Nestern belassen wurden. Paar 11 dagegen ließ sich durch das Anbringen der Tapete nicht beeinflussen und flog weiterhin nur das eigene Nest 11 an.

Die Versuchsanordnung war jedoch etwas mangelhaft, denn die Tapete erschien nur ganz grob als Fortsetzung der weißen Wand; die andersartige Tönung und Struktur des Papiers war auffällig. Im folgenden Jahr ging ich deshalb anders vor: Ich untersuchte nicht die unbewegliche Grenze Scheunentor/Hauswand, sondern brachte am linken Kolonieende ein 2 m breites, die ganze Höhe der Hauswand einnehmendes Rupfentuch an, das mit seinem linken Rand noch in die Fläche des in ähnlicher Farbe gestrichenen Scheunentors reichte. Das ganze Tuch konnte leicht weiter nach links oder rechts gerückt werden; ich hatte somit für Orientierungsversuche ein „verschiebbares Scheunentor", eine veränderliche senkrechte Begrenzung zur Verfügung (s. Abb. 1).

Eine Reihe von Versuchen zeigte, daß derartige senkrechte Begrenzungslinien für den Anflug ans Nest stark maßgebend sind, vor allem,

wenn das Versuchsnest gerade an dieser Begrenzung liegt. Paar BY und OG war z. B. auf Nest 13 bei folgender Versuchssituation dressiert. Der Rupfenvorhang endete zunächst unter Nest 13:

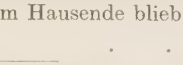


Durch das Verschieben des Vorhangs um ein oder zwei Elemente nach rechts konnte man das Paar ohne weiteres dazu bringen, Nest 12 bzw. Nest 11 anzufliegen. Erst als der Vorhang bis zum Nest 10 herübergeschoben worden war, wurde der Anflug an das „Nest an der Grenze Vorhang/weiße Wand" etwas unsicher: Außer vor 10 wurde auch zweimal in der Gegend von 12 und zweimal (aus unbekannten Gründen) vor 8 gerüttelt. Wahrscheinlich begann in dieser Entfernung vom ursprünglichen Neststand ein anderer Orientierungsfaktor sich auszuwirken (s. unten).

Versuche, bei denen die Vorhangkante gleichzeitig mit dem eigenen, kotbeschmutzten Nest den Schwalben zur Wahl geboten wurde, sollten klären, welches Orientierungsmerkmal von größerer Bedeutung ist[1]. Hierfür wurde der Vorhang an Platz 13 belassen und das kotbespritzte Nest (K) um verschiedene Beträge nach rechts und links gerückt: Bei geringer Entfernung vom ursprünglichen Platz bevorzugten die Schwalben ihr eigenes Nest K. Die Tendenz, das eigene Nest anzufliegen, wurde aber immer geringer, je weiter das Nest vom ursprünglichen Platz an der Vorhangkante weggerückt wurde. Als Kompromißlösung gab es öfters Anflüge an dazwischenliegende Nester. Während das Nest K an Platz 11 noch ungefähr dem Orientierungsmerkmal „Vorhangkante" entsprach, verlor es ganz seine Wirksamkeit als Orientierungsfaktor, wenn es an Platz 8 gebracht wurde. Die Distanz zur Vorhangkante war zu groß, und so dominierte das Orientierungsmerkmal, das beim Anflug als erstes erkannt wird: Die weithin sichtbare Grenze zwischen Vorhang und weißer Hauswand.

b) Gebäudeende als Orientierungsmerkmal. Eine besonders ausgezeichnete senkrechte Begrenzung stellte bei Kolonie I das Hausende dar. Nest 1 war nur einige Zentimeter von dem freien Hausende entfernt. Daher war zu vermuten, daß für die Bewohner dieses Nestes eine Orientierung nach anderen Merkmalen vorlag als für ein Paar in der Mitte der Kolonie.

R (♂) und B (♀) beflogen 1956 mindestens seit dem 28. 4. das Nest 1. Am 7. 5. wurde das Nest 2 entfernt und an seine Stelle das Nest 1 geschoben; Platz 1 direkt am Hausende blieb leer:



[1] Bei allen diesen Versuchen wendete ich die auf S. 568 beschriebene 2. Methode an, so daß die schon 23 Tage alten Jungen die Anflüge der Altvögel nicht beeinflussen konnten.

R war gerade mit Eintragen von Nistmaterial beschäftigt und rüttelte nach dieser Versetzung über 15mal vor diesem leeren Platz 1. Sehr überraschend war, daß das Tier, als es das Nest nicht am gewohnten Platz fand, sich nicht nach links den benachbarten Nestern zuwandte, sondern sich mehrmals in der Vertikalen über dem Platz 1 aufwärts bis in die Höhe der Dachrinne und etwas darüber bewegte. Ein entsprechendes Verhalten beobachtete ich auch später bei einer weiteren Mehlschwalbe in einer ähnlichen Situation. Man darf wohl in diesem Weitersuchen in der Senkrechten den Ausdruck einer besonders ausgeprägten Bindung an den Ort sehen. Erst beim achten und einigen späteren Anflügen rüttelte R nach dem Anflug an 1 auch kurz vor dem eigenen Nest 2 (1); einmal schlüpfte R dort auch ein. B besuchte die Kolonie während dieses Versuchs nur einmal, und zwar setzte es sich bei Platz 1 an ein dort entlang laufendes Leitungsrohr.

R und B waren also so stark an den „Platz direkt am Hausende" gebunden, daß sie diesen Platz sogar noch beflogen, als sich dort überhaupt kein Nest mehr befand und das eigene Nest (das allerdings noch kein besonderes Merkmal trug) direkt daneben an Platz 2 hing. Auch daß R nach den ersten Anflügen nicht, wie bei Versuchen mit anderen Koloniebewohnern, die Nachbarnester aufsuchte, sondern die Suchbewegung zunächst auf der Vertikalen durchführte, spricht dafür, daß das Hausende für die Orientierung zum unmittelbar daneben liegenden Nest sehr stark bestimmend war.

Bei Nestern, die ungefähr in der Mitte der Gebäudefront liegen, kann man dagegen ohne weiteres eine Verschiebung vornehmen: In einem Fall wurde die Versetzung von zwei einzeln hängenden Nestern um $^1/_2$ m offensichtlich überhaupt nicht bemerkt. Wie weit ein Nest ohne Störung verschoben werden kann, ist von der Größe und Gliederung des Koloniegebäudes abhängig; denn auch für Nester, die weiter von der Gebäudebegrenzung entfernt sind, ist für den Anflug wenigstens eine ungefähre Lagebeziehung zum ganzen Gebäude maßgebend.

Die Orientierung nach dem Ende des Gebäudes wurde für R und B etwas abgeschwächt, nachdem das Flugloch des Nestes durch die Schwalben mit einem „Vorbau" versehen worden war. Dieses besondere Nestmerkmal trat in einer Reihe von Wahlversuchen in Konkurrenz mit der Orientierung nach dem Gebäudeende. Beispeilsweise führte die gleiche Versuchssituation wie auf S. 576 zu einem anderen Ergebnis: R und B suchten ohne weiteres das eigene Vorbaunest (V) an Stelle 2 auf. Bei 8 Anflügen direkt an und in 2 (1) waren nur ganz andeutungsweise Beziehungen zum leeren Platz 1 vorhanden, indem B mehrmals dicht an der Hausecke vorbeiflog.

Doch war die ursprüngliche Dressur auf das Hausende noch nicht verschwunden, sondern zeigte sich wieder deutlicher, wenn Nest 1 V und 2 gegenseitig vertauscht wurden, wenn also Platz 1 nicht leer, sondern mit einem Nest versehen war. R flog die beiden Nester 1 (2) und 2 (1) mit gleicher Häufigkeit an (11 bzw. 10mal), B besuchte die Kolonie während des Versuches nicht.

Die beiden Nester wurden von R wohl gleich oft angeflogen, jedoch schlüpfte R in das fremde Nest 1 (2) nur halb so oft ein wie in das eigene am falschen Platz (3:6). Durch Nahorientierung kann die Mehlschwalbe zwar an den richtigen Platz geleitet werden, findet sie jedoch sozusagen in einer „Nächstorientierung" die wesentlichen Merkmale des eigenen Nestes an diesem Platz nicht vor, so schlüpft sie auch nicht in das Nest ein.

Schließlich wurde das Vorbaunest noch weiter nach links, an den Platz 4, gerückt. Dort beflogen die beiden Schwalben das Nest ohne weiteres, solange die Stellen 1—3 frei blieben; die Orientierungsmerkmale „Nest am nächsten dem Hausende" und „Nest mit Vorbau" fielen dadurch zusammen. Erst als ich die leeren Stellen wieder auffüllte, gab es Konflikte. Jetzt zeigte sich aber, daß die zwei in Betracht kommenden Orientierungsweisen für R und B nicht die gleiche Bedeutung hatten, denn die beiden Schwalben orientierten sich verschiedenartig (s. S. 588). Erst durch langdauernde Dressur auf den Platz 4 und durch das ganz allmähliche Auffüllen der Plätze 1—3 konnte beiden Partnern die Tendenz nach dem Platz am Hausende abgewöhnt werden. Doch trat sie noch Wochen danach bei gewissen Versuchssituationen immer wieder, wenigstens andeutungsweise, in Erscheinung.

c) Orientierung nach anderen Merkmalen. Meist flogen die Mehlschwalben die Kolonie direkt von vorn an. Zwischendurch beobachtete ich aber wiederholt, wie eine Schwalbe von hinten her über das Dach des Hauses flog und, noch ehe sie die Nester unter der Dachtraufe sehen konnte, zu einem „Sturzflug" ansetzte, der sie pfeilschnell mit großer Zielsicherheit an das eigene Nest führte. Es erschien mir unmöglich, daß sich die herabstürzende Schwalbe dicht vor der Reihe der Nester etwa noch nach irgendeiner der besprochenen Nestmarken hätte orientieren können; ein Korrigieren der Anflugsrichtung um ein oder gar zwei Nester direkt vor der Kolonie wäre einer Beobachtung auch nicht entgangen. Eine in solcher Weise anfliegende Mehlschwalbe kann also das eigene Nest genau ansteuern, ohne es überhaupt zu sehen. Wonach sie sich dabei richtet, ist noch unklar. Experimente waren nicht möglich, da Anflüge der geschilderten Art sehr selten waren.

3. Orientierung nach bestimmter Anzahl in der Nestreihe

In Laborversuchen wurde schon von einigen Autoren (SADOVINKOVA 1923, v. HAARTMAN 1948) durch die Vielfachwahlmethode nachgewiesen, daß Vögel fähig sind, sich in einer Reihe von Elementen nach einer bestimmten Anzahl zu orientieren. Bei den hierauf untersuchten Vogelarten (z. B. Girlitz, Gimpel, Feldlerche, Trauerschnäpper) dürfte sich in der Natur kaum eine Situation finden, in der diese Fähigkeit zur Geltung kommen könnte. Eine Mehlschwalbenkolonie dagegen ist immer

eine mehr oder weniger ideale natürliche Vielfachwahlanordnung, und daher war die Frage, ob auch die Mehlschwalbe sich auf Anzahlen zu dressieren wüßte, besonders bedeutsam.

a) Randelement einer Reihe. Im einfachsten Fall ist es das erste, äußerste Nest einer Kolonie, das eine Mehlschwalbe in einer Selbstdressur anzufliegen lernt. Hierfür ein Versuch an Kolonie I als Beispiel: Paar BY und OG fütterte regelmäßig seine 11tägigen Jungen in Nest 14, das als letztes Nest die Kolonie abschloß. Der Vorhang hing in diesem Versuch mit seinem rechten Ende bei Nest 11 und stellte somit einen für den Versuch günstigen einheitlichen Hintergrund dar. An Platz 15 wurde nun ein weiteres Nest eingehängt, die Jungen auf die Nester 14 und 15 verteilt:

15 14 13 12 11 10 . .

Die folgenden 8 Anflüge beider Eltern (OG sechsmal, BY zweimal) galten nicht dem Nest 14, sondern sämtlich dem letzten Nest 15; die Vögel flogen immer ohne irgendeine Unsicherheit an. Wurden aber die Nester 16 und 17 dazugehängt, so trat das Orientierungsprinzip „linkes äußeres Element" in Konkurrenz mit einer anderen Orientierungsweise — vermutlich die Lage des Nestes relativ zum ganzen Gebäude — so daß immer seltener das äußere Nest gewählt wurde.

Auch bei einem Abbau am Koloniceende durch Entfernen des Nestes 14 bleib das Paar dem Orientierungsmerkmal „linkes äußeres Nest" treu. Bei diesem Versuch wurde der Vorhang sogar in der üblichen Dressursituation (rechtes Vorhangende unter 13) belassen: es handelte sich also um einen Wahlversuch zwischen 2 Orientierungsmöglichkeiten. Trotzdem zeigten die Alten bei über 20 Anflügen an das nunmehr außen hängende Nest 13 nur ein- oder zweimal andeutungsweise Interesse an Platz 14, indem der Anflug nahe vor 13 etwas in Richtung 14 ausbog. Man muß diesen Versuch mit dem auf S. 576 beschriebenen vergleichen, der bei entsprechenden Bedingungen am rechten Ende der Kolonie ein ganz anderes Ergebnis zeigte: Dort war die senkrechte Begrenzung des Hauses für den Anflug so stark maßgebend, daß selbst der leere Platz 1 weiterhin beflogen wurde und von einer Orientierung nach dem ersten Nest der Reihe nichts zu merken war: entweder existierte sie überhaupt nicht, oder sie wurde durch die überaus starke Wirkung der Hausbegrenzung vollständig überdeckt. Hier dagegen war der Vorhang an Nest 13 für den Anflug an das unmittelbar daneben hängende Nest 14 (auch in einigen anderen Versuchen) nur wenig bestimmend; deshalb wurde nicht der ursprüngliche Platz, sondern allein das Nest „links außen" angeflogen.

In einem anderen Fall flogen Y und OY das linke, durch Kotspuren markierte Nest einer Zweiergruppe an. Obwohl man dieses auffallend

gekennzeichnete Nest an seinem Ort beließ, wurde es kaum noch beachtet, als links anschließend ein weiteres Nest angehängt wurde, sondern fast immer wählte das Paar „links außen". Wurde dieses dritte linke Nest aber in einigem Abstand (40 cm) aufgehängt, suchten es die Schwalben nicht auf und merkwürdigerweise auch dann nicht, als es nach einiger Zeit wieder an die Zweiergruppe herangerückt wurde, ein Beispiel dafür, daß bei gleicher Nestanordnung, aber bei verschiedenen Ausgangssituationen andere Versuchsergebnisse erzielt werden können.

b) Zweites Element. An Kolonie II wurde BB in der folgenden Anordnung auf Nest 2 dressiert (der Partner von BB tauchte einige Tage vor dem Versuch nicht mehr am Nest auf):

1 2 3 4

Diese Vierergruppe hing frei, ohne irgendeine Abgrenzung an den Seiten, etwa in der Mitte der verfügbaren Hauswand. Um zu prüfen, nach welchem Prinzip sich BB zum Nest orientierte, wurde zunächst einmal neben Nest 1 noch ein weiteres Nest 0 eingehängt. Bei diesem und den folgenden Versuchen wurde das Nest samt den Jungen nach Methode 2 gegen ein anderes Nest ausgetauscht. Die darauffolgenden Anflüge beschränkten sich auf Nest 1, also auf das „zweite Nest von links". Selbst als das eigene Nest 2 mit den Jungen wieder eingehängt wurde, rüttelte BB zunächst noch einmal an 1, um erst dann die sperrenden Jungen in 2 zu füttern. In einem zweiten Versuch fügte ich der Vierergruppe am rechten Ende das Nest 5 hinzu. Von einem unerklärlichen Anflug an 4 abgesehen, flog BB hierauf sechsmal nur Nest 2 an. Aus beiden Versuchen ergibt sich demnach, daß BB sich vom linken Rand der Gruppe aus orientierte, nicht etwa nach dem „dritten Nest von rechts".

Daß die Dressur für BB aber nicht einfach auf „zweites Nest von links" erfolgte, sondern an eine weitere Bedingung geknüpft war, machten zwei andere Versuche deutlich: Bisher waren die Nester 1—4 so dicht wie möglich zusammengeschoben. Jetzt wurden die Abstände zwischen den Nestern bis auf je eine Nestbreite vergrößert, so daß Nest 2 an den bisherigen Platz 3 zu hängen kam. Die Anflüge erfolgten daraufhin aber nicht, wie erwartet, an dieses Nest, sondern sie pendelten zwischen 1 und 2, also um den alten Platz: dreimal wurde Nest 2 angeflogen, fünfmal Nest 1, dabei eine bezeichnende „abgeknickte" Anflugskurve, die kurz vor Nest 2 nach Nest 1 abbog. BB schien sich demnach nicht einfach nach dem Prinzip „zweites Nest von links" zu orientieren. Nach anderen Versuchen ist zu vermuten, daß auch der Abstand der Nester für die Orientierung von Bedeutung ist. Vielleicht kam auch bei diesem Versuch eine allerdings in den Vorversuchen nicht erkennbare Ortsdressur hervor.

Wenige Tage darauf zeigte eine andere Versuchsgruppe an der gleichen Kolonie, daß BB ebenso auf das zweite Nest von rechts dressiert werden kann:

Dressursituation: 1 2 3 4 5

Wurde rechts (6) ein Nest dazugehängt, so erfolgten alle Anflüge an 5, das jetzige zweite Nest von rechts. Nur als BB sechsmal nacheinander mit Futter im Schnabel vor dem leeren Nest 5 gerüttelt hatte, setzte es sich kurz an Nest 6. Ein solches Verhalten, bei dem nach einigen vergeblichen Anflügen an das „richtige" Nest schließlich ein Anflug an ein Randelement erfolgt, konnte ich bei BB noch einige Male beobachten, ohne eine zwingende Erklärung dafür zu finden.

Zu einem späteren Zeitpunkt wurde das von BB beflogene Nest 4 gegen ein anders geformtes Nest (S) (s. S. 569) ausgetauscht. Vier Tage nach diesem Umtausch hängte ich in einem Wahlversuch das Nest S von Platz 4 nach Platz 2, an Platz 4 ein anderes Nest:

1 2S 3 4X 5

Die Anflüge erfolgten nacheinander zweimal an 4, einmal an 5, zweimal an 2. Die beiden in Frage kommenden Orientierungsweisen wirkten in dieser Situation also etwa gleich stark. Als Nest S nur um eine Stelle nach links gerückt wurde,

1 2 3S 4X 5

rüttelte BB zunächst zwischen 3 und 4 — als Kompromiß zwischen beiden Orientierungsweisen — und wählte danach noch einige Male Nest 3. Befand sich das eigene Nest also unmittelbar neben dem andressierten Platz, so machte der Anflug an dieses Nest keine so großen Schwierigkeiten.

Ganz entsprechend fielen auch 2 Versuche aus, bei denen das eigene, kotbespritzte Nest nicht am gewohnten Platz 4 geboten wurde. In beiden Situationen

1K 2 3 4 5

und 1 2K 3 4 5

orientierte sich BB eindeutig nach dem „zweiten Nest von rechts", ohne das eigene Nest zu beachten; erst als K an die Stelle 3 gerückt wurde, entsprach für BB die Lage des Nestes ungefähr auch dem zweiten Orientierungsfaktor „2 von rechts" und wurde daher ohne weiteres angeflogen. Hier zeigte sich sehr augenfällig die Wirkung einer zunehmenden Koinzidenz der orientierenden Merkmale. Gleiches Ergebnis erbrachten auch die beiden Versuche S. 572: in der entsprechenden Dressursituation folgte BB der Versetzung einer künstlichen Nestmarke von 4 nach 3 ohne weiteres; zwei Stellen vom ursprünglichen Platz entfernt

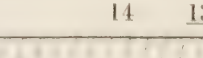
wurde die Marke jedoch nicht mehr beachtet. Bei der Nestanordnung an Kolonie I

14 13 12 11 . .

hatten BY und OG die Möglichkeit, sich außer auf das „zweite Nest von links" auch auf die rechte Begrenzung des Vorhanges zu dressieren. Indem ich Nest 14 entfernte, konnte ich die beiden Orientierungsweisen voneinander trennen: Die beiden Nestbesitzer wählten nach dieser Veränderung viermal das Nest 13, jedoch wurde zweimal auch das Nest 12 angeflogen, das nunmehr das „zweite Nest von links" darstellte. Durch die anschließende Versetzung des Vorhangs um eine Stelle nach rechts fielen beide Merkmale wieder zusammen, und die beiden Schwalben wählten nur Nest 12.

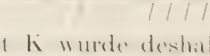
Im allgemeinen wurde darauf geachtet, daß bei Wahlversuchen möglichst nur 2 Orientierungsfaktoren in Konkurrenz traten, damit die Verhältnisse nicht unübersichtlich wurden. Das ließ sich dadurch erreichen, daß alle in Frage kommenden Orientierungsmerkmale bis auf zwei ausgeschaltet wurden, etwa durch Abhängen des Vorhangs, Auswechseln eines kotbespritzten Nestes gegen ein anderes und dergleichen. In einigen Fällen versuchte ich aber, auch mehr als zwei beteiligte Orientierungsfaktoren zu isolieren. Dafür ein Beispiel: BY und OG waren bei folgender Anordnung der Nester auf 13 dressiert:

14 13K 12 11 . .



Es war zu erwarten, daß mindestens drei verschiedene Merkmale für das Auffinden des eigenen Nestes beteiligt waren: Merkmal „Kotspritzer", „zweites Nest von links" und „Vorhang". Um sie zu trennen, wählte ich nachstehende Versuchsanordnung:

17K — — — 13X 12 11 . .



Nest K wurde deshalb so weit von den übrigen Nestern entfernt, weil es von früheren Versuchen her als sehr stark orientierend bekannt war und sehr wahrscheinlich die anderen, schwächer wirkenden Orientierungsfaktoren überdeckt hätte. Auffallend war bei diesem Versuch wieder das Verhalten der anfliegenden Schwalben. Sie flogen meistens nicht wie üblich zielstrebig auf ein Nest zu, sondern schwenkten oft kurz davor zu einem anderen Nest ab. Am häufigsten (8mal) wählten BY und OG Nest 12, das zweite Nest in der zusammenhängenden Reihe, zweimal wurde zwischen 12 und 13 gerüttelt, mindestens viermal flogen die beiden Nest 13 am Vorhang an, und das eigene, kotbespritzte Nest 17 wurde dreimal aufgesucht (außerdem zweimal Rütteln zwischen 17

und 13). Tatsächlich wurde also bei dieser Anordnung nach den drei verschiedenen Merkmalen gewählt.

c) Drittes Element (Mittelelement). Mit der Dressur auf das dritte Element in einer Reihe von Nestern wurde eine besondere Fragestellung verbunden. Ich ordnete die Nester so an, daß das Nest mit den Jungen von beiden Seiten her an dritter Stelle stand:

1 2 3 4 5

Die nachfolgenden Versuche sollten Aufschluß darüber geben, ob sich BB von links, von rechts oder etwa von beiden Seiten gleichmäßig orientierte. Die vorhergehende Dressursituation war 1 2 3 4, bei der sich BB von der linken Seite aus orientierte (s. S. 580). So hätte man vermuten können, daß auch in der neuen Situation die Orientierung weiterhin von links ausging.

Zunächst fügte ich links zusätzlich ein Nest (0) hinzu;

0 1 2 3 4 5

Die Kolonie wurde nun von BB in folgender Weise angeflogen: 3, 2, 3, 3, zwischen 3 und 2, 3, 2, 2, 0. Die in Frage kommenden Nester 2 und 3 wurden also nahezu gleich oft gewählt. Es schien so, als ob „drittes Nest von rechts" ebenso wirksam wäre wie „drittes Nest von links". Auch als ich ein 6. Nest an der rechten Seite dazuhängte, flog BB die beiden Nester „drittes von links" und „drittes von rechts" an. Erst nach dem Anhängen eines Nestes auf beiden Seiten der Nestreihe,

0 1 2 3 4 5 6

wurde die eigentliche Orientierungsweise von BB sichtbar: BB flog nämlich nicht die Nester 2 und 4, als die jeweils „dritten von außen" an, sondern rüttelte und setzte sich stets an Nest 3, das mittlere Nest der Gruppe. Der Versuch wurde mehrmals mit dem gleichen Erfolg wiederholt, nachdem die Nester vorsichtshalber untereinander ausgetauscht worden waren.

BB hatte sich in dieser besonderen Anordnung der Nester demnach von dem Dressurprinzip einer „bestimmten Anzahl" gelöst und wählte das „mittlere Element", das Nest, das von beiden Enden der Gruppe den gleichen Abstand hatte.

Bei dieser Anordnung der Nester war darüber hinaus noch eine andere Orientierungsweise für BB wirksam: Wurde die ganze Nestreihe um einige Nestabstände nach links oder rechts geschoben, wählte BB nicht mehr streng die Mitte der Reihe, sondern pendelte zwischen der Mitte und dem alten Nestplatz; oftmals lag das Mittel der Anflüge genau dazwischen. Wahrscheinlich wurde also die Lage der Nestreihe in bezug auf das ganze Gebäude miteinbezogen.

d) Viertes Element. An Kolonie I hatte ich die Möglichkeit, zu untersuchen, ob sich auch noch auf das vierte Element einer Reihe eine Dressur erreichen läßt. Nachdem sich R und B zunächst in Nest 1 angesiedelt hatten, wurde dieses Nest allmählich bis an die Stelle 4 geschoben (am 2. 6., s. S. 578):

. . 5 4V 3 2 1 |

Das Nest war durch einen „Vorbau" am Flugloch besonders gekennzeichnet und Versetzungsversuche hatten gezeigt, daß dieser Vorbau einen starken Einfluß

auf die Orientierung zum Nest ausübte. Es war daher fraglich, wie sich R und B orientieren, wenn man an Stelle des eigenen Vorbau-Nestes an Platz 4 ein fremdes Nest hängte. Beim ersten derartigen Versuch (am 4. 6.) flog R 12mal vor das Nest 4, dreimal vor 3 und einmal vor 5. Trotz der klaren Bevorzugung von Nest 4 schlüpfte R nie in das Nest ein, setzte sich nicht einmal außen an; das vorbaulose Nest war ihm nicht vertraut. B war aber noch nicht so gut nach dem „vierten Nest von rechts" orientiert, denn außer den Anflügen an Nest 4 griff B immer wieder auf die alte Dressur nach dem Kolonieende zurück. Zwei Tage später flog B beim ersten Versuch schon häufiger Nest 4 an, und am 14. 6. stellte es sich in einem Wahlversuch heraus, daß inzwischen B stärker als R auf das „vierte Nest von rechts" dressiert war: Das Vorbaunest an Stelle 4 war schon am Vortag gegen X ausgetauscht worden und jetzt wurde das Vorbaunest an Stelle 5 zur Wahl geboten:

. . 6 5V 4X 3 2 1 |

B flog trotzdem siebenmal Nest 4 an und rüttelte nur einmal kurz vor dem eigenen Nest an Platz 5. R dagegen wählte 10mal dieses Nest, flog viermal vor Nest 4 und rüttelte außerdem vor anderen Nestern der Kolonie. Es war daher auch nicht erstaunlich, daß B im nächsten Versuch beim Anfliegen des „vierten Nestes von rechts" besser abschnitt als R. Dabei wurde das erste Nest am Hausende entfernt, so daß das bisherige Nest 4 das dritte Nest in der Reihe war und das bisherige Nest 5 an vierter Stelle stand:

. . 6 5 4X 3 2 — |

B wählte in dieser Situation die beiden in Frage kommenden Nester 4 und 5 gleich oft (je sechsmal); R flog nur viermal an: dreimal an 4 und einmal an 5. Daß dieser Versuch nicht ganz eindeutige Ergebnisse zeigte, beruht z. T. wohl darauf, daß die Alten nach dem Füttern im Nest meistens noch zum Hudern sitzen blieben (die Jungen waren erst wenige Tage alt) und durch einen Lockruf die eigentliche Orientierung des anfliegenden Partners fälschen konnten (s. unten). Wahrscheinlich war aber auch der Abstand vom Hausende an dieser Orientierungsleistung beteiligt.

4. Orientierung nach Artgenossen

Neben den bisher angeführten Orientierungsweisen, für die das Nest selbst oder dessen Beziehungen zur Umgebung maßgebend war, kann manchmal noch ein ganz anders gearteter Faktor für einen Anflug an ein bestimmtes Nest Bedeutung gewinnen: nämlich die Beeinflussung durch den Ehepartner oder durch die eigenen Nestjungen.

a) Ehepartner. Bei der Nestbesetzung folgt das Weibchen dem Männchen, das, im Nestinnern sitzend, am Flugloch balzt. Nur allmählich benutzt auch das Weibchen Lage und Nestmerkmale des gewählten Nestes zur Orientierung. Auch später, als die Eier bebrütet und die Jungen gehudert wurden, trat bei manchen Versuchen noch eine Orientierung nach dem Ehepartner in Erscheinung, indem der im Nest sitzende Vogel aus dem Flugloch schaute oder einen Lockruf von sich gab.

Im ganzen gesehen kam aber eine Orientierung nach dem Partner selten vor, außerdem wurde oft trotz Stimmkontakts zwischen den Partnern ein anderes Nest aufgesucht, so daß im allgemeinen keine Störung der sonstigen Orientierungsversuche auftrat.

b) Nestjunge. Anders war es allerdings bei den älteren Jungen, die zwischen den Fütterungen meistens weit aus dem Flugloch schauten

und sofort mit einem Bettelgeschrei einsetzten, sobald irgendeine Mehlschwalbe in Kolonienähe auftauchte. Bei der im zweiten Jahr nur mit 2 Paaren besetzten Kolonie I war das Bestreben der Altvögel, das Nest anzufliegen, aus dem die Jungen schauten, so groß, daß es oft alle anderen vorhandenen Orientierungsprinzipien vollständig überdeckte. Dafür ein Beispiel:

R und B waren fest auf den Platz und das durch Nestmarke gekennzeichnete Nest 4 dressiert. Als ich drei von den fünf 14tägigen Jungen ins Nachbarnest 5 setzte, fütterte R ganz gleichmäßig sowohl am alten Nest 4 (achtmal) als auch an Nest 5 (siebenmal). Die ursprüngliche, auf Nestlage und -merkmale aufgebaute Orientierung schien für R überhaupt nicht mehr wirksam zu sein. B folgte jedoch noch dieser bisherigen Orientierungsweise und flog bei 13 Anflügen an Nest 4 nur einmal Nest 5 an. In einem anderen Versuch nahm ich Nest 4 samt den Jungen ganz aus der Kolonie heraus und deckte die frei gewordene Stelle mit einem Einsatzbrett ab:

. . 6 5 — 3 2 1 |

Ziemlich streng wurde der leere Platz 4 angeflogen. Darauf wurden 3 Junge in Nest 5 und 2 Junge in Nest 3 gesetzt. Den leeren Platz 4 beachteten R und B nun überhaupt nicht mehr, sondern fütterten an den Nestern 3 und 5, je nachdem, welche Nestbesatzung gerade am stärksten bettelte. Das war meistens bei Nest 5 der Fall, wo ein Junges mehr als in Nest 3 saß: sechsmal wurde Nest 3 und 12mal Nest 5 angeflogen.

Auf Grund dieser Versuche drängte sich die Frage auf, ob es den Eltern allein mit Hilfe dieser „Orientierung nach den Jungen" möglich ist, auch in einer stärker besetzten Kolonie das Nest mit den eigenen Jungen herauszufinden. Hier muß vorausgeschickt werden, daß die Altvögel ihre eigenen Jungen erst kurze Zeit vor dem Ausfliegen — etwa um den 18. Lebenstag — persönlich erkennen. Nach diesem Zeitpunkt ist eine Adoption nicht mehr möglich. Vorher können die Jungen jedoch beliebig ausgetauscht werden, ohne daß bei den Altvögeln eine Reaktion zu bemerken wäre. Für die Frage des Auffindens durch die Eltern kamen also nur ältere Junge in Betracht.

An Kolonie 1955 tauschte ich die 20- bzw. 24tägigen Jungen der beiden letzten Nester 11 und 12 gegenseitig aus. Beide Elternpaare flogen darauf weiterhin ganz starr die eigenen Nester mit den fremden Jungen an, obwohl sie auch von den eigenen Jungen in dem nur etwa 30 cm daneben hängenden Nest angesperrt wurden. Jedesmal hackten sie nach der Fütterung nach den fremden Jungen oder griffen sofort, ohne zu füttern, an. Selbst bei mehreren Wiederholungen dieses Versuches mit längerer Versuchsdauer lernten die Eltern es nicht, sich von den fremden Jungen abzuwenden und die eigenen Jungen nebenan zu füttern; kein einziger Anflug galt dem Nachbarnest.

Nur wenn das eigene Nest leer blieb, „suchten" die Eltern — nach einer Reihe von Anflügen an das leere Nest — die Jungen in der Nachbarschaft dieses Nestes, so in folgendem Versuch:

Neben die oben erwähnte Nestgruppe 12/11 wurde ein weiteres, gleich aussehendes Nest X angehängt und dorthin die Jungen von 11 gebracht:

— 12 11 X — 10 9 — . .

Das Männchen von 11, GOG, flog darauf fünfmal hintereinander vor das leere Nest 11, setzte sich dann einmal kurz an und fütterte anschließend die heftig bettelnden Jungen in Nest X. Es hatte durch die wenigen, vergeblichen Anflüge an 11 so gründlich gelernt, dieses Nest in Zukunft zu meiden und das „Nest mit den Jungen" anzufliegen, so daß die nächsten 13 Anflüge immer ganz direkt an Nest X erfolgten. Nur als die Jungen, durch einen Warnruf veranlaßt, sich in das Innere des Nestes zurückzogen und so von außen nicht mehr zu sehen waren, rüttelte GOG wieder zweimal vor dem alten Nest 11, um dann sofort Nest X anzufliegen, als sich das erste Junge wieder ans Flugloch vorwagte. Das Weibchen BG verhielt sich entsprechend.

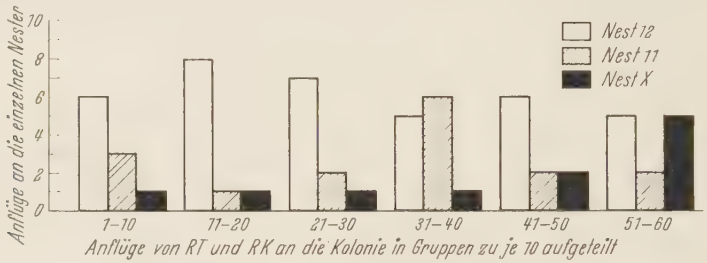


Abb. 7. „Lernkurve" von Paar RK und RT

Viel schwieriger war die Aufgabe, die bei gleicher Nestanordnung dem Paar RT (♂) und RK (♀) von Nest 12 gestellt wurde. Ihre Jungen brachte ich von Nest 12 nach Nest X, die Jungen von 11 blieben im eigenen Nest, so daß für die Alten von 12 ein normal besetztes Nest zwischen ihrem eigenen Nest 12 und dem jetzigen Standort ihrer Jungen hing. Die ersten Anflüge von RT und RK galten dem Nest 12. Als sie dort keine Jungen vorfanden, suchten sie am Nachbarnest 11, fütterten dort sogar einige Male, wurden aber fast immer nach den Fütterungen den fremden Jungen gegenüber aggressiv und flogen schließlich auch ab und zu nach Nest X zu den eigenen Jungen hinüber. Faßt man alle Anflüge von RT und RK in Gruppen zu je 10 zusammen und teilt diese Gruppen nach der Häufigkeit der Anflüge an die drei in Betracht kommenden Nester ein, so ergibt sich folgendes Bild (Abb. 7): Die Häufigkeit der Anflüge verschiebt sich immer weiter zugunsten der rechten Seite der Dreiergruppe 12, 11, X. Das Maximum der Anflugshäufigkeit an das eigene Nest 12 liegt am Anfang, Nest 11 wird von den Anflügen 31—40 am meisten angeflogen, und von da an gelten immer mehr Anflüge Nest X, dem Nest mit den eigenen Jungen. Leider mußte der Versuch nach einstündiger Dauer abgebrochen werden. Wahrscheinlich hätte das Paar allmählich gelernt, nur noch Nest X mit den eigenen Jungen aufzusuchen.

5. Versuche mit gedrehten Nestern

Bisher wurden in erster Linie Fragen erörtert, die das Wiederfinden eines Nestes innerhalb einer Gruppe von anderen Nestern betreffen. Es tauchen aber auch schon Probleme der Nahorientierung auf, wenn man allein den Anflug an ein einzelnes Nest ins Auge faßt; vor allem ist die Lage des Fluglochs für die anfliegende Mehlschwalbe von Bedeutung. Schon auf S. 571 wird darauf hingewiesen, daß die besondere Fluglochrichtung als Nestmerkmal das Auffinden des eigenen Nestes in einer Reihe erleichtert; hier soll nun die Orientierung nach der Lage des Fluglochs selbst betrachtet werden.

Die Anflüge der Schwalben an die eigene Kolonie können — wenigstens bei den beiden untersuchten Versuchskolonien — von allen mög-

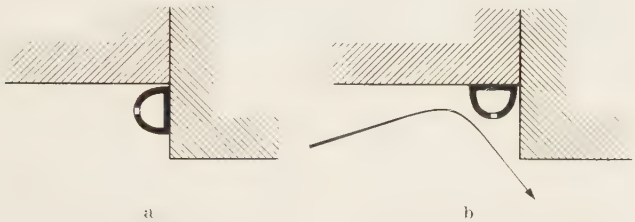


Abb. 8a u. b. Versuch mit gedrehtem Nest. a Ursprüngliche Lage des Nestes (von oben gesehen); b Anflug an das um 90° gedrehte Nest

lichen Richtungen her erfolgen, je nach der Lage des gerade beflogenen Jagdgebietes, der Flughöhe oder nach der Flugweise des mitanfliegenden Kumpans. Aber etwa $^1/_2$ m vor dem Nest muß der Vogel die Flugbahn der Lage des Fluglochs anpassen, vor allem dann, wenn er sogleich ins Nest einschlüpfen will. Wie weit diese Anpassung und das Festhalten an der gewohnten Anflugsart gehen kann, zeigen einige Versuche, bei denen ein Nest um verschieden große Beträge gedreht wurde.

An Kolonie II hatte ein Nest ursprünglich die in Abb. 8a dargestellte Lage: es war gerade in dem Winkel zwischen dem Koloniegebäude und dem Nachbarhaus angebracht und zeigte mit der Nestöffnung nach links; die Anflugrichtung in allernächster Nestnähe war also parallel zur Hauswand. Dieses Nest wurde nun um 90° gedreht. Sofort nach der Drehung flog ein Altvogel zur Fütterung seiner etwa 10tägigen Jungen genau so an, wie wenn das Flugloch sich noch an der ursprünglichen Stelle befände (Abb. 8b): erst dicht vor dem Nest (etwa 10 cm davor) stoppte die Schwalbe den Flug plötzlich ab und bog nach rechts aus. Innerhalb von 5 min wiederholten sich diese Anflüge etwa 30mal in ähnlicher Weise: manchmal wurde auch dicht vor dem Nest gerüttelt. Die Mehlschwalbe schien dabei keinerlei Notiz zu nehmen von den Jungen, die in diesem Nest wenige Zentimeter von der alten Lochstelle entfernt aus dem Flug-

loch bettelten. Der andere Altvogel verhielt sich ebenso. Nachdem die beiden zusammen 43mal das Nest in der beschriebenen Weise angeflogen hatten, klammerte sich ein Altvogel einige Sekunden lang genau an die Stelle an der Nestwand an, wo sich zuvor das Flugloch befunden hatte.

Nach $^1/_2$ Std erfolgte eine neue Anflugserie. Inzwischen schauten die durch das Umsetzen erschreckten Jungen wieder weit aus dem Loch hervor und bettelten die anfliegenden Eltern an. Trotzdem rüttelte ein Altvogel noch zweimal vor der alten Lochstelle und erst beim dritten Anflug setzte er sich ans Flugloch, aber bezeichnenderweise an den äußersten linken Rand.

Selbst am folgenden Tag, nachdem die beiden Alten zusammen mindestens 100mal am Nest gefüttert hatten, flatterten die Alten immer wieder vor der alten Lochstelle und setzten sich dort ab und zu an, obwohl die Jungen vorne am Loch sperrten.

Bei weiteren Versuchen mit Nestdrehungen um 90^0 und 70^0 wurden ganz entsprechende Ergebnisse erzielt.

Aber noch viel kleinere Veränderungen in der Lage des Fluglochs können von den Mehlschwalben wahrgenommen und entsprechend beantwortet werden, so in nachstehendem Versuch (1955): An die Stelle von Nest 12, dessen Öffnung schräg links lag, wurde ein ähnlich gebautes Nest gehängt. Wohl infolge der Störung durch den Umbau, vielleicht auch wegen einiger kleiner Verschiedenheiten in der Oberfläche der Nester, rüttelten die Alten zunächst längere Zeit vor dem neuen Nest, setzten sich schließlich an und fütterten. Jedesmal klammerten sich die Schwalben aber weit links an das Flugloch, und erst jetzt bemerkte ich, daß das Flugloch des neuen Nestes im Vergleich zu dem von Nest 12 etwas weiter vorne lag; der Unterschied betrug höchstens 2 cm.

Allen diesen Versuchen ist eines gemeinsam: das in einer langen Dressur erworbene Festhalten an der Stelle am Nest, wo ursprünglich das Einflugloch lag. Da ein kinaesthetisches „Einfahren" einer Flugbahn zu dieser Stelle bei den so verschieden verlaufenden Anflügen nicht denkbar ist, muß man annehmen, daß die Mehlschwalben für den Anflug ans Nest eine bis ins kleinste differenzierte Raumvorstellung zu Hilfe nehmen. Diese Raumvorstellung kann die anfliegende Schwalbe so starr lenken, daß sie sogar die gegebenen Sinneseindrücke überdeckt, daß z. B. ein zum Füttern anfliegender Altvogel seine Jungen, die wenige Zentimeter von der ursprünglichen Stelle entfernt aus dem altgewohnten Flugloch herausschauen, lange Zeit überhaupt nicht beachtet.

IV. Unterschiedliche Orientierungsweisen einzelner Mehlschwalben

Bei manchen Gelegenheiten zeigte sich, daß nicht alle Mehlschwalben die gleichen Orientierungsweisen für das Aufsuchen ihres Nestes verwenden. Am deutlichsten waren die Fälle, bei denen sich die Partner

eines Paares verschieden orientierten, denn von der Nestbesetzung an waren beide genau den gleichen Bedingungen hinsichtlich der Nestlage und deren Veränderungen bei Versuchen unterworfen.

Das vom Männchen R und Weibchen B bewohnte Nest 1 (Kolonie I) wurde ganz allmählich nach Platz 4 verschoben (s. S. 578). Beide folgten dem Nest mit dem Fluglochvorbau ohne weiteres, solange die Plätze zwischen diesem Nest und dem Hausende frei blieben. Als jedoch die Plätze 3 bis 1 wieder mit Nestern versehen wurden, zeigte es sich, daß R und B verschiedene Merkmale zu ihrer Orientierung verwendeten. Das Männchen R flog fast ausschließlich weiterhin das eigene Nest an Platz 4 an. B dagegen wählte jeweils das dem Hausende am nächsten hängende Nest; und als R anfing, in Nest 4 Nistmaterial einzutragen, folgte B diesem Beispiel, trug aber in das fremde Nest 1 ein, ohne Nest 4 zu beachten.

Bei einer anderen Aufgabe verhielt sich das Paar R und B entsprechend. Das Nest am inzwischen gewohnten Platz 4 versah ich mit einer weißen Nestmarke. Vier Tage danach versetzte ich diese Marke von 4 nach 5. R bevorzugte darauf deutlich das Nest mit der Marke (20 Anflüge, gegenüber 7 an 4), B jedoch kümmerte sich kaum um dieses Nest (4 Anflüge), sondern flog regelmäßig „Nest 4 von rechts" an (24mal). Auch hier bevorzugte das Weibchen B wieder den älteren Gesichtspunkt für die Orientierung; das Männchen entschied sich dagegen für ein nicht lange zuvor dazugekommenes Nestmerkmal.

Leider konnte ich mit diesem Paar nicht weiter experimentieren, weil es einige Tage nach der Ablage der Eier für die 2. Brut aus unbekannten Gründen das Nest verließ.

Ähnliche Verhältnisse lagen aber bei einem anderen Paar vor, das lange Zeit auf das linke äußere Nest 14 der Kolonie dressiert war. Ich nahm an diesem Kolonieende folgende Umstellung vor: die Jungen wurden in das 2. Nest von links gesetzt, an dem die Vorhangkante verlief.

Vier Tage danach analysierte ich die Orientierungsweise des Paares, indem ich Nest 14 abnahm. Das Männchen BY orientierte sich nach dem „zweiten Nest von links" und suchte Nest 12 auf (1 Ausnahme bei 10 Anflügen), während das Weibchen OG fast nur Nest 13 anflog. Das war aber nicht allein die Reaktion auf den „Vorhang", denn als dieser entfernt wurde, wählte OG weiterhin Nest 13 (griff also auf die Orientierungsart zurück, die es 4 Tage zuvor noch angewendet hatte).

Auch hier zeigte sich also eine Beharrungstendenz beim Weibchen und eine rasche Anpassung an die neue Situation beim Männchen. Leider ergab sich keine Gelegenheit zur Entscheidung, ob es sich dabei tatsächlich um Geschlechtsunterschiede oder nur um individuelle Unterschiede im Orientierungsverhalten handelt.

V. Diskussion

Ausgangspunkt der Untersuchung war die Frage, ob sich eine Mehlschwalbe beim Anfliegen der Kolonie nach den besonderen Merkmalen des eigenen Nestes orientiert, oder ob es der „Ort" ist, den sie anzufliegen lernt. Unter „Ort" (oder „Platz") wurde zunächst die bestimmte Stelle unter dem Dachtrauf verstanden, an dem sich das betreffende Nest befand, also eine Stelle, die in bezug auf das ganze Gebäude und seine

Gliederung festgelegt war. Die Antwort auf diese Frage hing von der jeweiligen besonderen Situation ab. Grundsätzlich waren stets beide Faktoren, Nestmerkmal und Ort, bei der Orientierung im Spiel, aber ihre Bedeutung veränderte sich entsprechend folgenden Regeln: 1. Die Orientierung nach den Nestmerkmalen ist um so stärker, je auffallender diese Merkmale ausgebildet sind. Merkmale in unmittelbarer Umgebung des Flugloches (Vorbau, Kotspuren) wirken dabei stärker als entfernter gelegene (etwa künstliche Marken am Hinterbrett des Nestes). 2. Je näher ein Nest an einer besonders ausgezeichneten Stelle liegt (vor allem am Ende eines Gebäudes), um so wirksamer ist eine Orientierung nach dem Ort.

Streng genommen ist aber eine Trennung der beiden Orientierungsarten nicht möglich. Zahlreiche Beobachtungen deuten darauf hin, daß die Mehlschwalben beim Anflug zunächst das ganze Koloniegebäude als Anhaltspunkt für eine „Groborientierung" nehmen, sodann die ungefähre relative Lage des Nestes an der Länge der Wand. Befindet sich dort eine auffallende Differenzierung (z. B. Scheunentor, Fenster), so wird auch diese schon von größerer Entfernung für die Orientierung herangezogen, und erst beim Näherkommen werden die Mehlschwalben schließlich auch durch die Besonderheiten des eigenen Nestes geleitet. Bei der Orientierung zum eigenen Nest folgt also die anfliegende Mehlschwalbe der Reihe nach zuerst größeren, dann immer kleineren Anhaltspunkten — vom Gebäude als solchem bis zur unmittelbaren Umgebung des Flugloches. Der eigentliche Nest-Ort ist dabei durch seine räumliche Beziehung zum ganzen Gebäude und dessen Besonderheiten bestimmt.

Wurde ein Nest um einige Elemente vom ursprünglichen Platz weg verschoben, so bedeutete dies eine Trennung der bisher miteinander übereinstimmenden Nestmarken und Ortsmarken. Ob die Mehlschwalbe nach der Versetzung auf die Nestmarken oder auf die Ortsmarken ansprach, hing einmal von den oben genannten Regeln ab, zum anderen davon, wie weit das Nest vom ursprünglichen Platz entfernt wurde. Bei einer Versetzung über eine geringe Distanz entsprach für die anfliegende Mehlschwalbe die neue Lage des eigenen Nestes noch einigermaßen der ursprünglichen Anordnung — denn Ortsmarken ermöglichen oft nur eine gröbere Orientierung — so daß weiterhin das eigene Nest ohne Schwierigkeit aufgesucht wurde. Erst als das eigene Nest über ein bestimmtes Maß hinaus vom gewohnten Platz entfernt wurde, kamen seine Nestmarken für eine Orientierung nicht mehr in Frage, und die Orientierung nach dem Ort dominierte. Allerdings kann man nur dann von einer „Dominanz" der Ortsmerkmale sprechen, wenn es erwiesen ist, daß die anfliegende Schwalbe das eigene, versetzte Nest überhaupt wahrnimmt, daß also eine echte Wahl zwischen zwei Prinzipien zustande kommt. Daß dies zuweilen der Fall ist, zeigen die „Kompromißlösungen",

bei denen die Mehlschwalben ein Nest zwischen den beiden in Frage kommenden Nestern anflogen, und außerdem spricht dafür das Umspringen von einer Orientierungsweise zur anderen kurz vor der Kolonie. Bei manchen Anflügen hat man dagegen den Eindruck, daß das eigene Nest überhaupt nicht aufgefaßt wird, besonders, wenn es entsprechend weit vom alten Platz weggerückt worden ist. Offenbar kommt für die Schwalbe durch die „Groborientierung" nach Platzmerkmalen nur ein bestimmter Bereich innerhalb der Nesterreihe für den Anflug in Frage. Die Größe dieses Bereiches richtet sich hierbei nach der Art der Ortsmerkmale; so wird beispielsweise der Anflug an einen Platz direkt am Hausende präziser ausgeführt als an einen Platz in Koloniemitte, der etwa nur durch die relative Lage zum Hausende und Torrand bestimmt ist.

Auch die Orientierung nach einer bestimmten Anzahl in der Nestreihe kann man als eine Orientierung nach den „Bild" einer bestimmten Anzahl von nebeneinanderliegenden Nestern auffassen. Die Bedeutung einer Orientierung nach diesem Prinzip nimmt mit wachsender Stellenzahl eines Nestes in der Reihe ab. In den Versuchen (S. 583) konnte noch eine Reaktion auf „viertes Nest von rechts" nachgewiesen werden. Es war nicht mehr möglich, höhere Stellenzahlen auf ihre Bedeutung für die Orientierung zu untersuchen. Ich nehme aber an, daß bei idealer Markenlosigkeit der Versuchsanordnung, wie sie bei den vorliegenden Freilandversuchen nicht möglich war, die von O. Koehlers Schule (O. Koehler 1941, 1955) analysierte Grenze des Erfassens unbenannter Anzahlen (7) hätte erreicht werden können. Aber schon die Tatsache, daß sich die Mehlschwalben überhaupt nach bestimmten Anzahlen in der Reihe orientierten, ist von Bedeutung, denn damit ist nachgewiesen, daß die Fähigkeit, unbenannte Zahlen zu erfassen, auch in einer biologisch sinnvollen Situtation angewendet werden kann. In einer natürlichen Kolonie mag diese Fähigkeit der Mehlschwalben allerdings nicht so deutlich hervortreten wie bei den hier angestellten Versuchen, da Ungleichförmigkeit und andere auffallende Merkmale der Nester meistens einen stärkeren Orientierungswert besitzen.

Damit ist noch einmal die oben angeschnittene Frage aufgegriffen, ob für die verschiedenen Orientierungsweisen eine bestimmte Rangordnung aufgestellt werden kann. Schon die zuweilen auftretenden individuellen, vielleicht sogar geschlechtsbedingten Unterschiede sprechen dagegen. Aber auch davon abgesehen ist es nicht möglich, eine „Hierarchie der Orientierungsweisen" aufzustellen, weil einmal die einzelnen Orientierungsweisen oft für verschiedenartige Phasen des Anflugs verwendet werden und daher nicht vergleichbar sind, und zum anderen, weil sich die Stärke der einzelnen Orientierungsfaktoren nach den örtlichen Gegebenheiten richtet. Man kann also nicht sagen, daß ein

einzelnes Prinzip die Nahorientierung zum eigenen Nest innerhalb einer Mehlschwalbenkolonie beherrscht; sie ist vielmehr durch ein variables Geflecht verschiedenartiger Orientierungsweisen gesichert. Jedes sich darbietende Merkmal kann Orientierungswert erlangen.

Möglicherweise ist bei der Mehlschwalbe in Anpassung an das Brüten in Kolonien ein überdurchschnittlich gutes Orientierungsvermögen ausgebildet. Allerdings können die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung nur in einzelnen Punkten mit denen anderer Autoren verglichen werden. Die Mehlschwalben zeigten z. B. ein größeres Leistungsvermögen bei der Orientierung nach Anzahlen als die Versuchsvögel von Sadovinkowa (1923; Kanarienvogel, Girlitz, Zeisig und Gimpel); und auch im Vergleich mit den Versuchen v. Haartmans (1944, 1948) an Trauerschnäpper, Feldlerche und Gimpel waren die Mehlschwalben überlegen. Zu der Frage, wie schnell bei der Orientierung gelernt wird, kann ich keine vergleichbaren Angaben machen.

Das ausgezeichnete Orientierungsvermögen zeigt sich noch in einer anderen Tatsache: Während bei manchen Vogelarten, die in und an menschlichen Bauwerken nisten, immer wieder „Seriennester" infolge Wiederholung gleichartiger Bauelemente auftreten (z. B. Heinroth 1955), wurden derartige Desorientierungen von Mehlschwalben noch nie beschrieben, obwohl durch den Neststand — an Fachwerkhäusern, an Dachsparren, unter Balkonen — und oft auch durch die Ähnlichkeit der Nester innerhalb einer Kolonie reichlich Gelegenheit dazu geboten wäre.

Die wesentliche Grundlage für das Orientierungsvermögen der Mehlschwalbe ist ihre ausgezeichnete Fähigkeit, sich an räumliche Einzelheiten zu erinnern. Wurden die anfliegenden Mehlschwalben durch eine stark abgewandelte Versuchsanordnung desorientiert, so kam es vor, daß sie dann gehäuft den Ort — oder wenigstens dessen nächste Umgebung — aufsuchten, den sie in einer früheren Dressur anzufliegen gelernt hatten, auch wenn dies Tage, ja Wochen zurücklag.

Einen guten Einblick in das Raumvorstellungsvermögen der Mehlschwalbe gewährten besonders die Versuche, bei denen ein Nest um einen bestimmten Winkel gedreht wurde. Der Anflug erfolgte dabei zunächst ganz präzis weiterhin an die Stelle, wo zuvor das Flugloch lag. Dieses starre Festhalten am alten Platz stand in auffälligem Gegensatz zu den optischen und akustischen Eindrücken, welche die anfliegende Mehlschwalbe von dem dicht daneben liegenden Flugloch mit den dort sperrenden Jungen erhielt. Bei den vergleichbaren Versuchen an Fledermäusen (Möhres und zu Oettingen-Spielberg 1949) konnte man vermuten, daß bei der Wiederorientierung zum Käfig der Peilmechanismus mehr oder weniger unbenutzt blieb und sich die Tiere nur durch die zuvor erworbene Raumerinnerung leiten ließen. Die an das eigene Nest anfliegende Mehlschwalbe schaltete dagegen den für die Wiederorientie-

rung in Frage kommenden Gesichtssinn sicherlich nicht aus, und doch überwog dabei eine Orientierung, die sich aus einem bestimmten „Raumbild" der Mehlschwalbe herleiten mußte. Nur ganz allmählich wurde während zahlreicher Anflüge die Raumerinnerung an die alte Lage des Flugloches durch die neuen Sinneseindrücke korrigiert, bis das Flugloch auch in der veränderten Stellung ohne Zögern angeflogen wurde.

Entsprechend verliefen Versuche, bei denen ein Nest um einen kleinen Betrag von seinem ursprünglichen, durch Marken gut gekennzeichneten Platz entfernt wurde. Das Erinnerungsbild der ursprünglichen Lagebeziehung dieses Nestes zu seiner Umgebung war für die Mehlschwalbe so stark, daß sie zunächst ganz starr den leeren Platz anflog, an dem zuvor das Nest hing, ohne sich um das eigene, dicht daneben liegende Nest zu kümmern. Auch hier ließ sich die Schwalbe weniger von den augenblicklichen Eindrücken der äußeren Sinne, als von einer bis in Einzelheiten differenzierten Raumvorstellung leiten.

Zusammenfassung

1. An einer Kolonie mit künstlichen Mehlschwalbennestern, in denen die Tiere in völliger Freiheit lebten, wurde mit Hilfe der Vielfachwahlmethode analysiert, welche Orientierungsweisen die Mehlschwalben für das Auffinden der eigenen Nester verwenden.

2. Folgende Orientierungsweisen konnten nachgewiesen werden:

a) Die Gestalt des eigenen Nestes und Besonderheiten in seiner Ausbildung (Differenzierungen an der Einflugöffnung, auffallende weiße Kotspuren, Lage der Einflugöffnung, auch künstliche Nestmarken) werden als Anhaltspunkte für das Auffinden des eigenen Nestes herangezogen.

b) Besonders ausgeprägte Marken am Koloniegebäude (Hausende, Scheunentor) leiten die Mehlschwalben zu dem Ort, an dem das eigene Nest liegt.

c) Die Mehlschwalben besitzen die Fähigkeit, in einer Reihe von Nestern nach bestimmten Anzahlen zu wählen. Noch bis zum vierten Nest einer Reihe konnte eine Dressur festgestellt werden.

d) Die Dressur auf einen bestimmten Ort (Nestplatz bzw. Nesteingang) erwies sich bei Veränderung der Nestlage (Verschiebung, Drehung) mitunter als so starr, daß der Anflug im Widerspruch zu den nunmehr gegebenen Sinneseindrücken erfolgte. Diese Erscheinung wird auf den Aufbau eines bis in Einzelheiten gehenden räumlichen Erinnerungsbildes zurückgeführt.

e) In gleiche Richtung weist die Beobachtung, daß das Nest zielsicher auch in den Fällen erreicht wird, in denen der Anflug einer Mehlschwalbe von der Rückseite des Gebäudes her als Sturzflug dicht über Dachschräge und Dachkante erfolgt.

3. Der Anflug zum Nest erfolgte meist nicht nach einem einzelnen Orientierungsprinzip, sondern es wirkten mehrere Orientierungsweisen zusammen. In Konkurrenzversuchen konnten sie getrennt und auf die Stärke ihrer Beteiligung an der Orientierung untersucht werden.

4. In mehreren Fällen orientierten sich die Partner eines Paares auf verschiedene Weise. Zwei Weibchen beharrten auf einer ursprünglich angewandten Orientierungsweise, während 2 Männchen die Tendenz zeigten, das zuletzt aufgetretene Merkmal für die Orientierung zu bevorzugen. Ob es sich hierbei um individuelle oder sexuelle Unterschiede des Orientierungsverhaltens handelt, ist noch nicht entschieden.

Literatur

Berndt, R.: Seriennester beim Graufliegenschnäpper und Hausrotschwanz. Deutsche Vogelwelt 1942. — Bierens de Haan, J. A.: Labyrinth und Umweg. Ein Kapitel aus der Tierpsychologie. Leiden 1937. — Die tierischen Instinkte und ihr Umbau durch Erfahrung. Leiden 1940. — Goethe, F.: Beobachtungen und Untersuchungen zur Biologie der Silbermöwe (Larus a. argentatus Pontopp.) auf der Vogelinsel Memmertsand. J. Orn. **85**, 1—119 (1937). — Haartman, L. v.: Die Orientierung des Trauerfliegenschnäppers, Muscicapa h. hypoleuca (Pall.), zu einem Nistkasten mit mehreren Öffnungen. Ornis fenn. **21**, 69—89 (1944). — Eine Methode zum vergleichenden Studium der optischen Wahrnehmungsfähigkeit höherer Tiere. Behaviour **1**, 35—55 (1948). — Heinroth, O.: Aus dem Leben der Vögel. Berlin 1955. — Koehler, O.: Vom Erlernen unbenannter Anzahlen bei Vögeln. Naturwiss. **29**, 201—218 (1941). — „Zählende" Vögel und vergleichende Verhaltensforschung. Acta XI. Congr. Int. Orn. 1954, S. 588—598. 1955. — Laven, H.: Vögel als Augentiere. Ornithologie als biologische Wissenschaft, S. 147—152. Heidelberg 1949. — Meise, W.: Kinästhetisches Gedächtnis und Fernorientierung der Vögel. Vogelzug **4**, 101—113 (1933). — Möhres, F. P., u. Th. zu Oettingen-Spielberg: Versuche über die Nahorientierung und das Heimfindevermögen der Fledermäuse. Verh. dtsch. zool. Ges. Mainz **1949**, 248—252. — Sadovinkova, M. P.: A study of the behavior of birds by the multiple choice method. J. comp. Psychol. **3**, 249—282 (1923). — Tinbergen, N.: Über die Orientierung des Bienenwolfes (Philanthus triangulum Fabr.) Z. vergl. Physiol. **16**, 305—335 (1932). — Über die Orientierung des Bienenwolfes II. Die Bienenjagd. Z. vergl. Physiol. **21**, 699—716 (1935). — Tinbergen, N., u. W. Kruyt: Über die Orientierung des Bienenwolfes (Philanthus triangulum Fabr.) III. Die Bevorzugung bestimmter Wegmarken. Z. vergl. Physiol. **25**, 292—334 (1938). — Watson, J. B., and K. S. Lashley: A historical and experimental study of homing. Pap. from the Dept. Marine Biol. Carnegie Inst. Washington **7**, 1—60 (1915). — Yerkes, R. M.: The study of human behaviour. Science **39**, 625—633 (1914).

Dr. Rudolf Böhringer,
Ludwigsburg-Hoheneck, Hubertusstraße 19

Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg

LEBENSLAUF

Am 31. August 1928 wurde ich, Rudolf Böhringer, als drittes Kind des Lehrers Gottlieb Böhringer und seiner Ehefrau Anna, geb. Assenheimer, in Sulz am Neckar geboren. Die ersten Jahre meiner Kindheit verbrachte ich in Hopfau bei Sulz. Im Jahre 1936 verzogen wir nach Markgröningen bei Ludwigsburg, wo ich die Grundschule besuchte. Von 1939 bis 1948 war ich Schüler der Mörike-Oberschule Ludwigsburg, unterbrochen durch einen Einsatz als Luftwaffenhelfer von Januar 1944 bis April 1945. Nach Ablegung der Reifeprüfung im Juni 1948 war ich bis zum Beginn meines Studiums an der Universität Heidelberg im Sommersemester 1949 an der Staatlichen Vogelschutzwarte in Ludwigsburg tätig. Im Sommer 1950 arbeitete ich vier Monate an der Vogelwarte Radolfzell am Bodensee. Nach einem Sommersemester (1952) an der Universität Münster in Westfalen folgte der Abschluß meiner Studien in Zoologie, Botanik, Geologie und Chemie an der Universität Tübingen. Im Herbst 1954 legte ich in Tübingen die Wissenschaftliche Prüfung für das Höhere Lehramt ab. Danach erhielt ich durch Vermittlung des Leiters des Instituts für angewandte Vogelkunde in Ludwigsburg ein Stipendium der Deutschen Forschungsgemeinschaft für verhaltenskundliche Untersuchungen an Kleinvögeln. Im Januar 1957 trat ich in den Schuldienst ein und wurde im Juli 1958 zum Studienassessor ernannt. Seit April 1957 bin ich verheiratet mit Dr. rer. nat. Gisela Uellner; im Februar 1958 wurde uns ein Sohn geboren.